

# 視覚的オン応答およびオフ応答に関する精神物理学的研究

著者	滝浦 孝之
号	24
発行年	1994
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10097/14503">http://hdl.handle.net/10097/14503</a>

たき      うら      たか      ゆき  
滝      浦      孝      之

学位の種類      博士(文学)

学位記番号      文博第24号

学位授与年月日      平成7年3月24日

学位授与の要件      学位規則第4条第1項該当

研究科・専攻      東北大学大学院文学研究科(博士課程後期3年の課程)  
心理学専攻

学位論文題目      視覚的オン応答およびオフ応答に関する精神物理学的研究

論文審査委員      (主査)  
教授 丸山 欣哉      教授 大橋 英寿  
教授 畑山 俊輝  
教授 仁平 義明  
教授 海野 道郎

## 論文内容の要旨

本論文は視覚系のオン応答とオフ応答に関して、特にその時間的な経過の問題を中心に検討したものである。その場合の接近法としては、主として精神物理学、感覚心理学的な方法を採用した。

論文は大きく二つの部分に分かれる。まず第1部においては視覚系のオン応答、およびオフ応答に関する研究、さらにそれらの特性に関して重要な示唆を与えるようないくつかの心理学的な現象に関する先行研究を取り上げ、それらに関して詳述するとともに若干の考察を加えた。

まず第1章「TMTFと2刺激光法」では、線形システム理論による分析が可能とされている閾レベルないし閾下レベルでの視覚系のインパルス応答に関して取り上げた。インパルス応答を精神物理学的に導き出すための主な手法であるTMTF(時間的変調感受性曲線)と2刺激光法という二つの方法と、それによって得られた知見についてまとめている。

第2章「Blochの法則」では、視覚系の時間的統合特性について検討した研究についてまとめている。この問題は閾レベルではBlochの法則、および臨界持続時間の問題として知られているが、ここではそれに加え、閾上レベルでの統合特性に関する研究も取り上げ、また視覚系の時間的統合

の説明としてよく知られている psychological moment 仮説の有用性、あるいは moment 自体の存在を疑問視するような知見についても述べている。

また第3章「二重光弁別閾研究」では、閾上レベルの刺激に対する視覚系の時間分解能に関して検討した研究が取り上げた。ここではデータに反映されるインパルス応答の側面は測定法によって異なっているということを中心に先行知見の整理を行った。

第4章は「B-system と D-system……明暗情報の伝達」である。ここでいう B-system と D-system とは、視覚系内でのオン中心型ニューロンとオフ中心型ニューロンの径路のことであり、これらはそれぞれ明るい、暗いという感覚の生起と密接に関連している。最後にこれら両方の径路が時間的、空間的に非対称性を有することを示唆するような心理学的・精神物理学的现象に関して論じている。なおこの章で取り扱われている知見は本論文の考察全体に大きく関わっている。

第5章「視覚マスキング研究……オン効果、オフ効果におよぼす刺激諸変数の効果」では視覚系のオン応答とオフ応答の精神物理学の対応物と考えられているオン効果とオフ効果（刺激の立ち上がり時付近と立ち下がり時付近で生じるマスキング関数のオーバーシュート）を規定する要因に関して整理している。オン効果に比べオフ効果に関する研究はるかに少ないことを指摘した。またそれとともにこの章では、視覚マスキング実験と類似した刺激事態において、生理学的にもすでに視覚系の末梢レベルにおいてマスキングのような現象が生じることを示している第2部「実験的検討」に移る前の段階として、マスキング関数に現れるようなインパルス応答とステップ応答そのものの特性の解明に努めた。

第2部第1章では高時間周波数領域では変調感受性に関して、フーリエ基本波成分の閾振幅の刺激波形に関する実験を行った。刺激の時間周波数を下げてゆくにつれ次第に変調感受性に刺激波形による差が現れ始め、2ヘルツといった超低時間周波数領域では変調感受性は矩形波と正鋸歯状波の場合で負鋸歯状波の場合よりも高くなるという事実を、視覚系の応答の周波数分析とは別な文脈から説明を与えようとした。すなわち低周波数領域での視覚系の非線形性には視覚系のオン応答とオフ応答とが関係しており、特に非常に低い周波数領域では変調感受性の少なくとも一部はオフ応答によって決定されているのではないかという推測を確かめるために行われた実験であった。具体的な手続きとしては2ヘルツの矩形波および正負鋸歯状波をマスク刺激としてそれに対するマスキング関数を求めたのであるが、結果は予想通りであり、マスク刺激の振幅が閾上レベルでは、急激な立ち上がりに対するマスキング関数のオーバーシュート（オン効果）が急激な立ち下がりに対するマスキング関数のそれ（オフ効果）より大きくなるが、振幅が閾近傍レベルにまで低下するところの大小関係が逆転したのである。これは閾近傍強度の刺激に対してはオン効果よりもオフ効果の方が大きくなることを表しているのに他ならない。さらに同様の結果は単発の矩形波刺激に対しても認められ、これが周期的刺激に特有のものではないということも確かめられた。ただしこのようなマスキング関数の変化は刺激の分光組成に若干依存することが単色光を用いた実験の結果から明らかとなった。

しかし刺激の持続時間が短い場合には閾近傍強度での応答は閾近傍インパルス応答という、通常のオン応答、オフ応答とは若干性質を異にする二相性のものとなる。閾近傍インパルス応答から通常のオン応答、オフ応答へと変化する境目の刺激の持続時間は今回の実験条件では90ミリセカンド前後であった。また刺激が完全に閾下レベルになると刺激が250ミリセカンドとなっても閾下インパルス応答が生じるようになることも明らかとなった。

ところでオン効果、オフ効果が生理的なオン応答、オフ応答の間接的な記録であるという考えの根拠とされたものは両者の質的な（形状の）類似性であり、かろうじてオン効果に関しては同一径路内でテスト刺激に対するオン応答とマスク刺激に対するそれとが干渉し合うために生じるという説明がなされていたものの、オフ効果に関してはメカニズムに関する考察は何らなされてこなかった。また種々の理由からテスト刺激に対するオン応答とマスク刺激に対するオフ応答とが同一径路内で相互作用するとは考えにくい。そこで受容野が重なる、あるいは隣接するオン中心型細胞とオフ中心型細胞との間の相互抑制にオフ効果の起源を求め、オフ効果の反映しているものは実際にはオフ径路のオン径路に対する抑制の強さであると推測した。

続く第2章では閾上インパルス応答の形状とその特性に関しての検討を行った。ここではまず二つのフラッシュを時間的にどれだけ離せば二つのフラッシュとして知覚され、あるいは単一フラッシュから弁別されるかという二重光弁別閾の問題を取り上げた。後者の場合の閾は前者の場合の閾の半分以下となること、またそれぞれの閾は同一の刺激条件のもとで求められたマスキング関数の変化と対応することを見いだした。さらにこの閾とマスキング関数との対応が単なる偶然の一致でないことは、順応水準を変化させた場合に両者が同様の変化を示すことにより明らかである。これらの結果から、融合して見えるほど二つのフラッシュの間隔が短くても視覚系の末梢においてすでに完全な時間的加重は崩れること、また視覚マスキング法によりインパルス応答の主要な部分の時間的な幅の推定が可能であるという推測が導ける。続いての実験ではフラッシュの持続時間を非常に長くした場合の二重光弁別閾とマスキング関数の変化との対応について調べ、この場合にはマスキング関数上にオフ効果のみが現れ始める場合が閾にほぼ対応することを示唆するような結果を得た。

また閾上インパルス応答の時間的統合特性に関しても検討した。閾レベルでの応答の時間的な完全結合に関しては「臨界持続時間」としてその限界点が知られているが、閾上刺激の場合にはそれに対応するような知見はない。そこで視覚マスキング法を用いて吟味したところ、閾上刺激でも確かに時間的統合は生じるが、その「臨界持続時間」は閾レベルでのそれより短いことが明らかとなった。さらに持続時間の長い刺激に対するマスキング関数では持続時間の短い刺激の場合に比べてマスキング関数のピーク位置が遅れ、厳密な意味での完全統合は生じていないことも確かめられた。また刺激の持続時間の増加にともない応答のピーク値も増加してゆき、それは暗順応眼では刺激が約50ミリセカンドで、明順応眼ではそれより短い持続時間で飽和するが、その際にも長い刺激に対する応答のピークが遅れるということも明らかとなった。この結果はインパルス応答とステップ応

答との関連づけを行う際に重要な示唆を与えるものである。

第2章の最後で閾上インパルス応答の多相性仮説の検証を行った。この仮説は持続時間のごく短い二つのフラッシュの時間間隔が100ミリ秒程度開くと、それらが数個のフラッシュに見えるという現象に基づいている。しかし実際に視覚マスキング法による検討を行ってみると、主観的には数個のフラッシュがはっきりと知覚されるにも関わらず、マスキング関数には二つのピークしか現れなかった。またこれは二つのフラッシュの強度が等しい場合も両者の強度が異なっている場合も同様であった。そこで今度は二つの刺激の間の加重の程度を高めるために閾下レベルの二つのフラッシュ光を用いてそれらの間の加重特性を調べたところ、二つの刺激に対して少なくとも三つの応答のピークが生じていることを強く示唆するような結果が得られた。これらの結果の間の矛盾は閾上刺激に対するマスキングと閾下刺激に対する加重の生起する視覚系内での位置が異なっているためではなく、閾下レベルと閾上レベルでの加重特性の違いに起因すると解され、二つのフラッシュがそれ以上のフラッシュに見えるという現象は、視覚系の中枢部において最初のフラッシュに対する多相性の応答の後期成分と二番目のフラッシュに対する多相性の応答との間に加算が生じるために起こるという推測をした。

第3章ではステップ応答に関しての実験を報告した。時間的強度勾配（立ち上がり時間・立ち下がり時間）という変数の効果を吟味した。その結果、刺激の強度変化勾配が緩やかになるにつれて、マスキング関数のピークは低下し（その割合は刺激の立ち上がりに対してより大きい）、ピーク位置も遅れ、さらに関数形全体が丸みを帯びるようになり、やがて有意なオン効果、オフ効果が生じなくなることが確かめた。またオン効果、オフ効果が生じなくなる境目の強度変化勾配は刺激の大きさ、強度変化量、順応水準といった刺激変数からほぼ独立であった。また順応水準を変化させた場合の明るさ弁別閾はこのマスキング関数のピークと対応づけられるような変化を示すことも見いだした。なおこのようなマスキング関数の変化は刺激の強度を変えた場合にみられる変化とは質的に異なった。

第4章ではオン応答、オフ応答のピークの高さとその位置の精神物理学的な指標としての単純反応時間に関して一つの実験を行った。その結果は否定的なものであり、刺激の強度を変化した場合の刺激の立ち上がりと立ち下がりに対する単純反応時間と、それと同一の刺激を用いて求められたマスキング関数のピークの変化との間では単純な対応はとれないことを見いだした。

以上の実験的検討は先にも述べたように、視覚系のオン応答とオフ応答の時間的特性、ならびにその時間的経過を視覚マスキングという精神物理学的手法を用いて明らかにする目的で行われたものであり、その試みはある程度成功したように思われる。またこれらの検討過程の中で、視覚マスキング法を用いて得られた結果と生理学の分野での先行知見との対応がよいことを確かめ、視覚マスキング法がいわば「心理学者のマクロ電極」とでも呼ぶにふさわしいような、有効でかつ感度の高い手法であることを示し得たことも、今後の研究にとって意味を持つものであり、特にミリ秒台の現象のメカニズムの解明にこの方面からの一つのアプローチ法を提供するものである。

## 論文審査結果の要旨

本論文の実証的検討（第2部）は、光刺激の出現と消失に対応する視覚系の時間的応答の経過を、視覚マスキング法という精神物理学的方法によって測定したものである。それによって、視覚系の時間的応答のなかで、従来精査の欠けていた問題について、新たな知見を加えるとともに、視覚マスキング法が測っているものについての証拠づけを強化した。

視覚マスキング法とは、丁度波の上に軽い枯葉をのせて波の高さを測定するような方法である。弱い点状の光を、時間的に経過する光刺激の任意の時点で、それと重なるように瞬間的に提示し、それが光刺激にマスク（遮蔽）されて見えなくなる閾を測定するというもの。その閾感度を種々の時間点において測定し、得られた曲線がマスキング関数と呼ばれる。この関数は、生理学的なオン・オフ反応などの間接的な記録であると目されている。

第2部第1章では、閾近傍レベルのごく弱い光刺激についてのオン・オフ応答が調べられた。従来のおぼろげな知見を明確化するためである。その結果、2 Hz 程度の低周期で明滅をくり返すちらつき刺激では、ちらつきが感じられなくなるほどに明滅の振幅差が小さくなると、オンとオフ応答の大きさ関係は逆転することが判明した。オフは残るもののオンは消失を余儀なくされるのである。したがって、オフ応答が明瞭な正鋸歯状波等の波形刺激では、その見え上のちらつき消失閾が、オフの明瞭でない正弦波等のそれよりも低くなることが予想される。感覚的見えの結果は、それを裏づける形となった。そしてこのマスキング関数に反映されるオフ効果は、生理学的には、オン経路に対するオフ経路からの抑制の強さであると推測された。

第2部第2章は、3系列からなる実験結果が盛られている。

まず、閾上インパルス応答の形状とその特性の検討が行われた。二つのフラッシュを時間的にどれだけ離せば、二つに分離して見えるかといった二重光弁別閾の問題が取り上げられた。そして見えとマスキング関数との対応を求めたところ、二つに分離して見えるという閾においては、マスキング関数には、二番目のフラッシュに対する応答が明瞭に現れることなどが確かめられた。このことにより、視覚マスキング法により、インパルス応答の主要な部分の時間的な幅の推定が可能となるのである。

次に取り上げたのは、閾上インパルス応答の時間的統合の問題である。閾レベルの応答と違って、閾上光については、完全統合のなされる臨界持続時間などについて、測定がなされていないからである。検討の結果、閾上刺激でも時間的統合は生じ、光刺激の時間的形状は異なっても、総エネルギー量が等しければ、同一のマスキング関数が結果した。ただし、統合の生じる臨界持続時間値は、閾レベルのそれよりも短いことなどが新たに判明した。

第3系列の探索は、閾上インパルス光への視覚系の応答は、実際には多相性のものではないかという検討である。一つのフラッシュでも、感覚的には複数のそれとして知覚されることがあるからである。しかしこの予想は裏切られた。複数個と判断されるのは、視覚マスキングの生起する段階

よりさらに上位の知覚機能によるものらしい。さらに閾下フラッシュ光についても検討が加えられ、閾上・閾下での加重特性の違いが指摘された。

第2部第3章では、刺激の立ち上がり・立ち下りの時間的強度勾配に関する測定が行われ、これまで稀にしか取り上げられなかったこの問題に、視覚系応答の推移を示す新たなデータが加えられた。

実験の第2部第4章では、マスキング関数のピークの変化が、単純反応時間に反映されるかという問題が扱われたが、結果は否定的であった。感覚現象を単純反応時間という速度でとらえることの不適切さに、一つの証拠づけを与えたものである。

さて、以上の検討の結果、視覚系の時間的応答の事情が視覚マスキングという手法によって明らかにされ、新しい知見が提出されたのであるが、ではこの測定されたマスキング関数は一体何を測っているのか。この点の考察は、第1部第1章から第5章にわたって詳細にレビューされた、感覚心理学的知見および生理学的知見に基づいて、鋭い考察が行われている。その結果、マスキング関数で測られる応答と生理学的応答がよく似ていること、マスキング関数からの予測は感覚的見えと極めて整合的に対応すること、対応しない場合でもその理由の説明が説得的に可能であること、などの対応づけの積み重ねにより、マスキング関数は末梢レベルの視覚系の応答の写しであると結論した。

したがって感覚マスキング法は、生理学的知見に行動的枠組みを与えるのに有効な方法であり、いわば「心理学者のマクロ電極」ともいえる方法であると性格づけた。

実験は、この領域の従来成果をレビューした第1部において、知見の欠如ないし不足している部分を指摘し、それらについて詳細に検討が加えられたものである。その検討には精緻の限りがつくされている。マックスウェル視光学系等には最高の道具立てが用意され、光波形の形成にも閃光列の周波数変調法といった精密な独自の手法が使われている。

この種の感覚的研究では、矛盾の少ないデータが得られるものであるが、糅てて加えるほどの反復実験によって証拠づけを確実にし、綿密な考察を与えた本論文の成果は、斯界に寄与するところ多大である。

よって本論文提出者は、博士（文学）の学位を授与されるに十分な資格を有するものと、本審査委員会は認定した。